

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Radek Zolich

Ekologie postlarválních stádií třídy Bivalvia
Ecology of postlarval stages of the Bivalvia class

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Ondřej Simon, Ph.D.

Konzultant: doc. RNDr. Lucie Juříčková, Ph.D.

Praha, 2020

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 27.5.2020

Podpis

Poděkování

Rád bych poděkoval v první řadě školiteli Mgr. Ondřeji Simonovi, Ph.D. za trpělivost, poskytnutí materiálů a předání užitečných rad. Dále bych chtěl poděkovat doc. RNDr. Lucii Juříčkové, Ph.D. za konzultování práce a průběžném poskytování zpětné vazby. Velké poděkování patří mé rodině a přátelům, a především Pavle Avramové, kteří mě stále podporovali a povzbuzovali při vypracovávání této práce.

Abstrakt

Práce shrnuje poznatky o ekologických faktorech, které ovlivňují postlarvální vývoj třídy Bivalvia s přihlédnutím na současnou podobu mořských a sladkovodních ekosystémů, v nichž se zástupci této skupiny vyskytují. Globální klimatické změny, znečištění a změna přirozených ekosystémů způsobují vytlačování druhů z jejich přirozeného prostředí na druhotná stanoviště a vedou až k případnému vyhynutí druhů. Pochopení popisovaných jevů je důležité pro ochranu mlžů, kteří jsou důležití pro koloběh živin jak ve sladkovodních, tak v mořských ekosystémech.

Klíčová slova:

Bivalvia, veliger, glochidium, znečištění vodních ekosystémů, postlarvální vývoj

Abstract:

The thesis summarizes knowledge of the ecological factors that affected the development of bivalve juveniles with regard to the current conditions of marine and freshwater ecosystems, in which they occur. Global climate changes, water pollution and changes of natural ecosystems cause shift of species from their natural habitats to secondary ones and even their extinction. Understanding of these processes is important to bivalves' conservation, as well as to the role of these animals in nutrient cycle of marine and freshwater ecosystems.

Key words:

Bivalvia, veliger, glochidium, water ecosystem pollution, postlarval development

Obsah

1. Úvod	1
2. Larvální vývoj	2
2.1. Veliger	2
2.1.1. Životní cyklus	2
2.2. Glochidium	3
2.2.1. Glochidium – ontogeneze	4
2.2.2. Morfologie	4
2.3. Další typy larválního vývoje	5
2.3.1. Strategie pro infekci hostitele	6
3. Mořský ekosystém	8
3.1. Teplota	8
3.2. Koncentrace CO ₂	9
3.3. Salinita	10
3.4. Potravní dostupnost	11
3.5. Toxické látky a pesticidy	11
3.6. Vyhledání vhodného substrátu k usazení larvy	13
4. Sladkovodní ekosystémy	15
4.1. Teplota	16
4.2. Usazení	17
4.2.1. Velikost a struktura substrátu	18
4.3. Potravní dostupnost	19
4.4. Toxicita prostředí, polutanty	20
4.4.1. Těžké kovy	21
4.4.1.1. Měď	21
4.4.1.2. Kadmium	21
4.4.2. Pesticidy a jiné toxické látky	23
4.4.2.1. Amoniak	25
4.5. Vztah parazit – hostitel	26
5. Závěr	26
6. Použitá literatura a internetové zdroje	27
6.1. Literatura	27
6.2. Sekundární citace	34
6.3. Internetové zdroje	34

1. Úvod

Mlži (Bivalvia) jsou třídou mořských a sladkovodních měkkýšů, jejichž evoluční vývoj sahá až do dob kambrické exploze před 540 miliony lety. Mlži patří mezi filtrátory vytvářející lokálně populace s velmi vysokou biomasou. Často proto mohou výrazně ovlivňovat a ve sladkých vodách i řídit látkové toky v celém ekosystému. Tato třída zahrnuje okolo 8000 druhů, z nichž velká většina jsou zástupci žijící v moři. Většinou se jedná o bentické, nepohyblivé živočichy, jejichž disperzní stádium je larva. Ontogenetický vývoj této skupiny je rozdílný u mořských a sladkovodních druhů. U mořských skupin po splnutí vajíček a spermií vzniká planktonní larva typu trochofora, která se po krátké době změní na volně žijící stádium zvané veliger. U řady sladkovodních zástupců se z vajíčka líhne glochidium, jež často parazituje na sladkovodních rybách. Existují i živorodé skupiny.

Cílem práce je shrnout poznatky týkající se vývoje mlžů v larvální a postlarvální fázi v souvislosti s biotickými a abiotickými faktory v mořském i sladkovodním prostředí. Na začátku jsou vysvětleny a popsány životní cykly mlžů, na něž navazují rozebrané faktory prostředí, které ovlivňují růst a vývoj postlarválních stádií mlžů v mořském a sladkovodním ekosystému.

2. Larvální vývoj

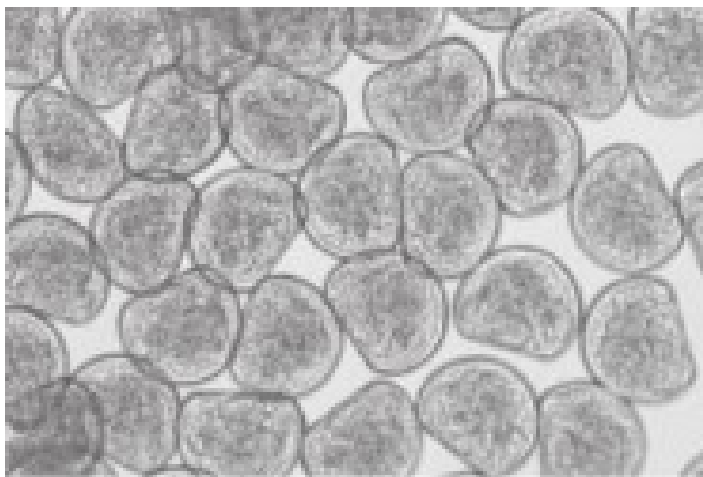
2.1. Veliger

Veliger je planktonní larva vyskytující se převážně u mořských mlžů na rozdíl od larválního stádia sladkovodních druhů, které se u mořských druhů nevyskytuje. Larvu typu veliger mají i druhy, které druhotně přešly do sladkovodního prostředí, např. *Dreissena polymorpha*.

2.1.1. Životní cyklus

Oplození může probíhat dvojím způsobem. Buď jsou vajíčka a spermie vypuštěny do volné vody, kde dojde k oplození, nebo jsou do vody vypuštěny pouze spermie, které jsou nasáty do plášťové dutiny samice. Zde dojde k oplození a částečnému vývoji larev, které jsou později vypuzeny do okolní vody (Waller, 1981).

Po oplození vzniká morula, která se rychle přeměňuje na obrvenou blastulu, která je pohyblivá. Po krátké době vzniká gastrula, jež se po několika málo hodinách přeměňuje na trochoforu schopnou pohybu. Spolu s tím vzniká i apikální orgán. Jde o buněčnou strukturu, kterou mají nejen larvy mlžů, ale také larvy jiných bezobratlých a reguluje larvální vývoj (Voronezhskaya & Khabarova, 2003). Z apikálního orgánu se vytvoří velum, které je tvořeno několika řadami cilií, které pomáhají larvě při pohybu, přihánění potravy a její konzumaci. O několik hodin později se části trochofory rozdělí na dvě části, které překryjí celé tělo trochofory. S postupem času začínají tyto nekalcifikované části, které obepínají trochoforu, její tělo laterálně zplošťovat. Začíná postupná kalcifikace a tvorba prodisconchu, jež tvoří kalcifikovanou schránku veligera. Tato fáze nově vytvořené veligerové larvy se nazývá D-fáze (Obr. 1) (Mouěza et al., 2006).

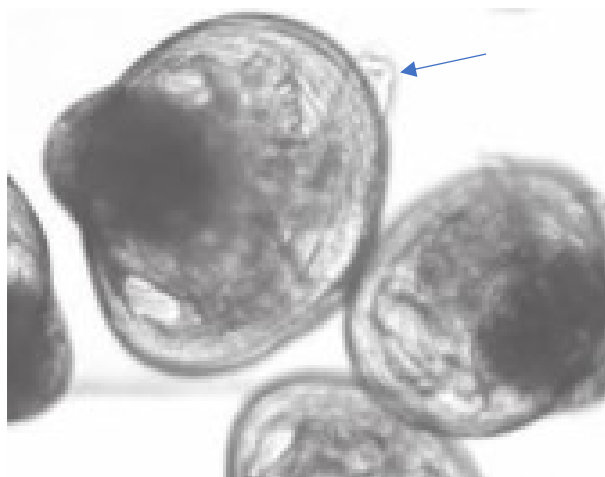


Obr. 1 Larvy typu veliger v D-fázi druhu *Pinctada maxima*.
Převzato z (Southgate & Lucas, 2008).

Larva roste a postupně se dostane do fáze před metamorfózou. Takováto larva se nazývá pediveliger (Obr. 2).

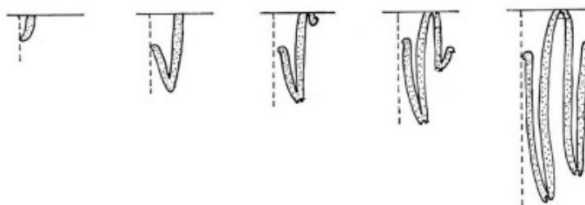
Charakteristickým znakem pediveligera je vyvinutá noha, zárodky žaberní tkáně, která se plně vyvine až po metamorfóze a nachází se v plášťové dutině. S vývojem nohy se mění chování larvy. Postupně upouští od planktonní fáze a pohybuje se blíže u dna, případně se po něm právě za pomoci nohy plazí. Tento pohyb poblíž dna nebo po něm slouží také k nalezení

vhodného substrátu. (Carriker, 1961) tuto fázi, tzv. plantigrádní fázi popisuje jako benthickou část životního cyklu subadultního jedince, který na rozdíl od adulta je schopen aktivního pohybu po dně, a to za pomoci nohy, popř. byssových vláken. Při jeho nalezení zahájí jedinec metamorfózu tak, že odhodí velum a následně se přemění na juvenilního jedince. Začíná produkovat lasturu a dotváří se žábry, jejichž vývoj začal už dřív (Ackerman et al., 1994).



Obr. 2 Pediveliger druhu *Pinctada maxima*. Šipka označuje částečně vytaženou nohu. Převzato a upraveno od (Southgate & Lucas, 2008).

Při metamorfóze se veliger zbavuje vela a nově se zakládá žaberní koš, který v průběhu růstu juvenilního jedince mění svůj tvar (Obr. 3). Lamela žaber se postupně prodlužuje, vytvoří žábry do tvaru “V” a následně získá výsledný tvar “W”. Rychlý růst žaber je následován růstem cilií, které zvětšují povrch žaber (Cannuel et al., 2009).



Obr. 3 Znárodnění postupného přirůstání žaber juvenilního jedince *Mytilus edulis*. Převzato a upraveno od (Cannuel et al., 2009).

2.2. Glochidium

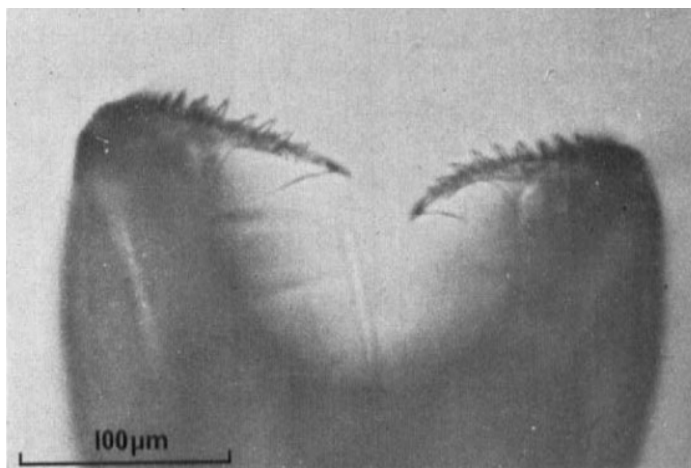
Glochidium je makroskopické larvální stádium některých sladkovodních druhů mlžů. Tyto larvy mají na rozdíl od larev typu veliger parazitický způsob života, přičemž hostitelem bývají ryby. Glochidie se přichycují nejčastěji na žábrách, ale například i na ploutvích a kůži.

2.2.1. Glochidium – ontogeneze

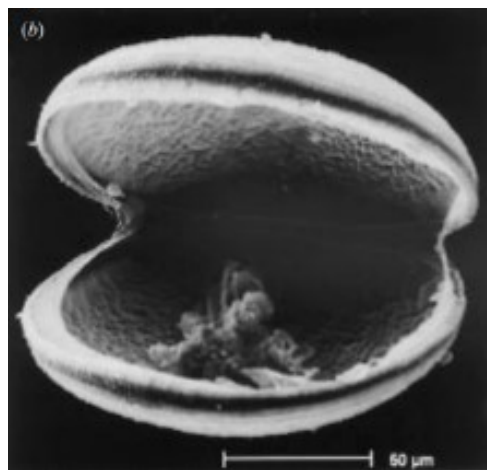
Na rozdíl od larvy typu veliger probíhá značná část ontogeneze uvnitř mateřského jedince. Spermie, které jsou unášeny vodním proudem, jsou nasáty mezi samičí lastury, kde začne probíhat embryonální vývoj trvající cca 3-4 měsíce. Během nich se ve vaječných obalech vyvíjí glochidia, která jsou přizpůsobena k parazitickému způsobu života (Piechocki & Dyduch-Falniowska, 1993).

2.2.2. Morfologie

Díky parazitickému způsobu života si glochidium vytvořilo několik specifických morfologických struktur. Lastura, která chrání všechny vnitřní orgány larvy, je opatřena na obou stranách hákem s ostny (Obr. 4), které pomáhají larvě úspěšně se přichytit na hostitele. Tyto háky mají druhy, jejichž larvy se přichycují na exponované části ryb, jako kůže nebo ploutve (Kat, 1984). Některým taxonomickým skupinám tento hák však chybí (např. Margaritiferidae (Obr. 5)), což je způsobeno tím, že glochidia tohoto morfotypu se přichycují na méně exponované části těl ryb, např. na žábry. Zde totiž nemusí odolávat tak velkému proudění jako na ploutvích nebo na kůži (Bauer & Wächtler, 2001).



Obr. 4 Glochidium druhu *Anodonta cynea* na snímku ze světelného mikroskopu. Na první pohled jsou patrné háky s ostny na obou stranách lastury. Převzato od (Wood, 1974).



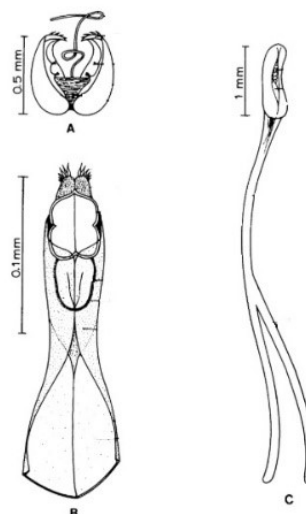
Obr. 5 Glochidium druhu *Margaritifera auricularia* na snímku ze SEM. Háky s ostny nejsou přítomny. Převzato od (Araujo & Ramos, 1998).

Na vnitřní straně lastury se nacházejí buňky pláště, které jsou schopné přijímat potravu. Mezi buňkami pláště nacházíme i vysoce specializované buňky, které jsou opatřeny řasinkami. Jedná se o chemoreceptory, které hrají pravděpodobně nejdůležitější roli při vyhledávání hostitele a přichycení se na něm (Wood, 1974).

2.3. Další typy larválního vývoje

Některé skupiny sladkovodních mlžů si vytvořily jiné způsoby rozmnožování a životních cyklů. Zástupci čeledí Iridinidae a Mycetopodidae vytvářejí místo glochidie larvální stádium typu lasidium (Obr. 6). Tato larva se morfologicky glochidii vůbec nepodobá, nicméně stejně jako glochidie parazituje na rybách. Zde však může podobně jako glochidium vytvořit cystu (Mycetopodidae), nebo prodělá metamorfózu a přemění se na jiné larvální stádium, které se na hostiteli drží pomocí haustorií (Obr. 6).

Ta jsou jedním koncem připojena k hostitelské rybě a na jejich volném konci se vyvíjí juvenilní jedinec. Haustorium se nakonec zlomí a jedinec se tak odpoutá od hostitele (Wächtler et al., 2001).



Obr. 6 Parazitická stádia sladkovodních mlžů. A – glochidium rodu *Anodonta*; B – Lasidium druhu *Anodontites trapezialis forbesianus*; C – Haustorium druhu *Mutela bourguignatti*; (A;B - převzato z (Parodiz & Bonetto, 1963); C – převzato z (Fryer, 1961)).

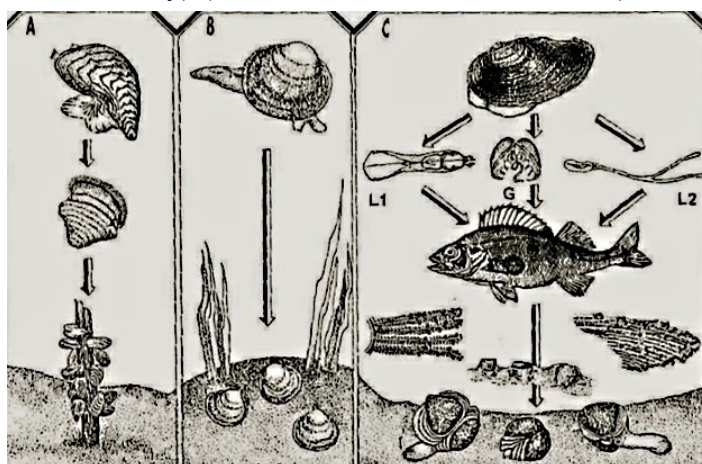
Rod sladkovodních mlžů *Corbicula* úplně opouští parazitickou fázi na rybách. Vývoj, zejména u invazivního druhu *Corbicula fluminea*, začíná samooplozením (Ishibashi et al., 2003). V původním areálu rozšíření však převažuje oplození samic samičími jedinci (Pigneur et al., 2012). Oplozená vajíčka, která jsou bohatá na živiny se vyvíjejí uvnitř žaberního prostoru dospělého jedince. Po ukončení fáze veligera, která probíhá uvnitř mateřského jedince, jsou do volné vody vypuzeny již metamorfovaní juvenilní jedinci. Ti jsou díky silné produkci byssových vláken (Obr. 7) schopní lokální i dálkové disperze jak na přirozeném splávi, tak s pomocí jiných živočichů nebo lidských aktivit (Minchin & Boelens, 2018). Jedná se tedy o velmi podobný životní cyklus jako u mořských skupin, ale s tím rozdílem, že veligerova larva není volně žijící. To však díky velké produkci byssových vláken neomezuje velkou disperzi např. na lodích po i proti proudu.



Obr. 7 Juvenilní jedinec *Corbicula fluminea* přichycený pomocí byssového vlákna k volně plovoucí větvičce. Převzato z (Minchin & Boelens, 2018).

Druhy z čeledi Sphaeriidae si vyvinuly velice odvozený způsob rozmnožování mezi mlži, a to živorodost. Vajíčka mají uložena ve váčcích na žábrách, kde se vyvíjejí a mateřského jedince opouštějí jedinci, až na velikost stejní jako adulti. Ač patří zástupci této čeledi mezi nejmenší mlže vůbec, jsou ekologicky velmi významnou skupinou, jelikož je lze najít v habitatech, kde jiné druhy nežijí (malé tůně, bažiny) (Korniushin & Glaubrecht, 2002).

Na rozdíl od moře si mlži ve sladkých vodách vytvořili více strategií rozmnožování, resp. životního cyklu (Obr. 8).



2.3.1. Strategie pro infekci hostitele

Způsob, jakým lze infikovat hostitele glochidii je dán do jisté míry druhově. Tato schopnost vůbec zahájit parazitickou fázi vývoje je naprosto klíčová pro všechny sladkovodní mlže, kteří se takto rozmnožují.

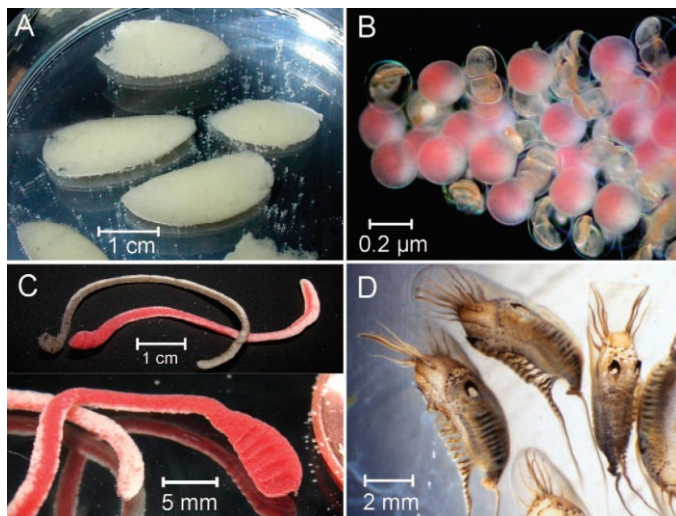
Obr. 8 Srovnání rozmnožovací strategií sladkovodních mlžů. A – Veligerová larva, která se usadí na vhodném substrátu; B – živorodost druhů čeledi Sphaeriidae; C – parazitická larva dvou typů, G – glochidium; L1 – lasidium; L2 – lasidium s haustoriemi; převzato od (Wächtler et al., 2001).

Druhy, které parazitují na exponovaných částech ryby (ploutve, kůže), vypouštějí do vody slizová vlákna, na nichž se nacházejí samotná glochidia. Tato vlákna nesou stovky larev a jsou navzájem propojená a zapletená do sebe, aby se schopnost ulpět na hostiteli zvýšila (Obr. 9). Vedle těchto vláken se také jedinci zbavují glochidií, která se nestihla vylíhnout nebo nedorostla do potřebné velikosti. Tuto schopnost mají však i některé druhy, které parazitují na žábrách. (Aldridge & McIvor, 2003).



Obr. 9 Slizová vlákna nesoucí glochidie druhu *Unio pictorum*. Prevzato od (Aldridge & McIvor, 2003).

Glochidia druhů, které parazitují na žábách se nejčastěji do vody dostanou v tzv. konglutinatech. Jde o shluky glochidií, které jsou následně pozřeny hostitelskou rybou, kde se larvy dostanou do kontaktu s žábrami, na nichž parazitují. Konglutináty obsahují mnohem méně larev než výše zmíněná vlákna, nicméně efektivita parazitismu je podobná (Haag & Staton, 2003). Tyto shluky také mohou chránit larvy před negativními vlivy vnějšího prostředí, a navíc vypadají jako potrava, což přiláká hostitele. Jejich struktura a tvar jsou velmi variabilní (Obr. 10) od nezpevněných shluků glochidií až po konglutináty připomínající larvy hmyzu nebo ryby (Barnhart et al., 2008).



Obr. 10 Příklady morfotypů konglutinátů obsahujících glochidie.; A – morfologicky nevýrazné shluky u *Lampsilis cardium*; B – atraktivně zbarvená nevyvinutá vbajíčka u *Fusconaia flava*; C – konglutinát napodobující kroužkovce u *Cyprogenia aberti*; D – vysoce morfologicky výrazné konglutináty imitující kukly muchniček u *Ptychobranchus subtentum*. Převzato od (Barnhart et al., 2008).

Mezi další strategie patří reflexivní vypuzení glochidií při doteku (druhy rodu *Quadrula*), aktivní chycení hostitele a vpravení glochidií přímo do něj (druhy rodu *Epioblasma*) nebo vstříknutí glochidií do otevřených úst ryby (druhy rodu *Lampsilis* nebo *Villosa*). Všechny tyto strategie mají za cíl co nejefektivněji dopravit glochidia do hostitelské ryby, případně na její povrch (Barnhart et al., 2008).

Margaritifera margaritifera uplatňuje však mnohem jednodušší způsob infikace. Přirozeně se vyskytuje v rozsáhlých a hustých koloniích, které synchronně produkují miliardy glochidií (jeden dospělý jedinec řádově 100 tis. ročně), a tím vytvoří dostatečnou hustotu larev v celém toku pod kolonií (Bauer & Wächtler, 2001). Tento jednoduchý způsob infikace je dán tím, že perlorodky bývají na svém stanovišti jediný druh velkého mlže, tudíž sofistikované metody šíření (konglutináty, slizová vlákna) nejsou potřebné.

3. Mořský ekosystém

Světový oceán tvoří téměř 71 % povrchu planety Země, přičemž jeho průměrná hloubka se pohybuje okolo 3 km. Mnoho organismů však takovéto hloubky nevyhledává a zdržuje se v šelfových mořích poblíž pevniny. Mořské ekosystémy nepodléhají sezonalitě tak dramaticky, jako sladké vody, a díky tomu se mlži nemusí přizpůsobovat prudkým změnám teplot během roku nebo případnému zamrzání.

3.1. Teplota

Teplota světových moří je proměnlivá konstanta závisající na zeměpisné šířce, intenzitě slunečního záření nebo proudění vody. Pohybuje se od rovníkových 32-34 °C po -2 °C v polárních oblastech. Mlži jsou kosmopolitně rozšířená skupina obývající jak rovníková moře, tak polární oblasti.

Teplota je důležitým faktorem pro růst a vývoj larev a juvenilních jedinců. S postupně se zvyšující teplotou světového oceánu roste i ekologický tlak na juvenilní a larvální stádia mlžů. Tato stádia jsou náchylná na teplotní výkyvy mnohem více než adulti. Při zvýšené teplotě se ukazuje, že klesá schopnost metamorfózy a snižuje se účinnost syntézy lipidů, např. u druhů *Mercenaria mercenaria* a *Agropecten irradians* (Talmage & Gobler, 2011).

Zvýšení teploty oceánu vede zprvu k zvýšení rychlosti růstu jedinců. Tento trend se však v krátké době v řádech dnů obrací a nastává prudký útlum růstu. I tento trend podléhá do jisté míry sezonalitě, přičemž při podzimních vyšších teplotách nastává útlum růstu později než na jaře. Tato skutečnost může být dána přizpůsobením vyšším teplotám v průběhu léta (Nielsen, 1988).

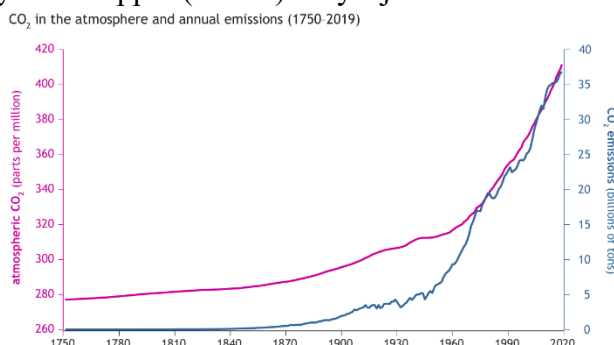
Teplota světového oceánu se ovšem nezvyšuje čistě přirozeně. Antropogenní činnost a s ní související nadměrná produkce skleníkových plynů kvůli spalování fosilních paliv mají vliv na zvýšení skleníkového efektu, a to vede k oteplování moří. Juvenilní jedinci jsou schopni se se zvyšující teplotou do jisté míry vypořádat. Nicméně zvýšení teploty oceánů je až důsledek zvýšené koncentrace CO₂ v atmosféře. A právě koncentrace CO₂ hraje ve vývoji juvenilních jedinců velmi důležitou roli (Duarte et al., 2014).

3.2. Koncentrace CO₂

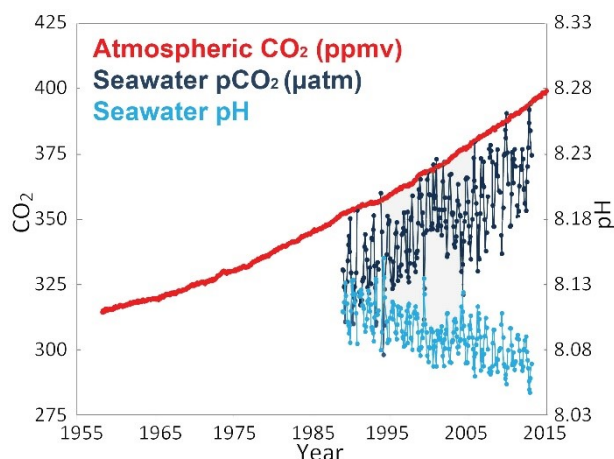
Antropogenní činnost způsobila, že koncentrace CO₂ v atmosféře vzrostla z ~250ppm v době před průmyslovou revolucí na současných >400ppm (Graf 1). Zvyšující se koncentrace CO₂ v atmosféře nevede pouze k změně chemismu světového oceánu, ale dopad na všechny organismy, především na ty, které si tvoří uhličitánové schránky, bude obrovský (Feely et al., 2004).

Zvyšující se koncentrace CO₂ má zásadní vliv na změnu pH světových oceánů. Kvůli zvýšené koncentraci CO₂ v atmosféře se bude postupně zvyšovat i jeho koncentrace ve světovém oceánu a zároveň tak klesat pH (Graf 2). Postupně bude ubývat CO₃²⁻, a s tím souvisí i úbytek uhličitanu vápenatého CaCO₃, který tvoří základní stavební jednotku všem kalcifikovaným organismům. V laboratorních podmínkách bylo prokázáno, že pozorované druhy *Mytilus edulis* a *Crassostera gigas* měly kvůli zvýšené koncentraci CO₂ (a s tím snížené koncentraci CO₃²⁻) velmi silně sníženou schopnost kalcifikace. Tím, že jsou oba dva pozorované druhy ekonomicky velmi významné, by mohl enormní nárůst CO₂ v atmosféře mít i dalekosáhlé ekonomické důsledky (Gazeau et al., 2007).

Jak bylo zmíněno výše, zvyšující se koncentrace CO₂ v oceánech, které absorbují velké množství tohoto plynu z atmosféry, způsobuje acidifikaci oceánů (snížení pH). Tento jev má vliv na rychlost růstu larvy, která se díky okyselení oceánů zpomaluje, na správný vývoj a růst veligera, a také na následnou schopnost usazení v substrátu (Pereira et al., 2016).



Graf 1 Graf ukazuje vývoj koncentrace a emisí CO₂ v atmosféře od doby před průmyslovou revolucí do současnosti. Převzato z (<https://www.climate.gov/news-features/understanding-climate/climate-change-atmospheric-carbon-dioxide>).



Graf 2 Graf znázorňuje, jak zvyšující se koncentrace CO₂ v atmosféře vede i ke zvýšení jeho koncentrace v oceánu a jeho snížení pH. Převzato z (<https://oceanacidification.noaa.gov/OurChangingOcean.aspx>).

Při zvýšené koncentraci CO₂ není pozorována pouze snížená schopnost tvorby lastury, popř. její zvětšování. U juvenilních jedinců je zřetelný i pokles hmotnosti měkkých částí těla. Tento negativní efekt má za následek úbytek jedinců, kteří se dožijí dospělosti, a s tím souvisí ekonomické dopady na druhy, jež se ve velkém pěstují na farmách např. *Mytilus edulis* nebo *Crassostera virginica* (Dickinson et al., 2012). Dlouhodobá expozice zvýšené koncentraci CO₂ v rádech týdnů má negativní dopad i na lastury adultních jedinců tím, že se poškozuje periostrakum, což vede ke zvýšené erozi lastury. (Gazeau et al., 2007).

Mortalita jedinců v návaznosti na zvýšenou koncentraci CO₂ ve vodě je však do jisté míry dána velikostí lastury. U juvenilních jedinců, kterým lastura přirůstá rychleji, se nedostatek uhličitánového iontu CO₃²⁻ projevuje rychleji než u dospělých jedinců (Berge et al., 2006).

3.3. Salinita

Salinita obecně je definována jako množství rozpuštěných látek ve vodě a její hodnota ve světových mořích je v průměru 35‰, nicméně se všude po světě mění v závislosti na výparu, cirkulaci mořské vody nebo množství přítoků řek. Mlži se musí s výkyvy salinity vypořádat v oblastech, kde salinita kolísá v průběhu roku např. v estuárech. Kvůli klimatickým změnám, především zvyšování teploty planety, nastává odtávání pevninského ledovce v severních a jižních polárních oblastech. To zapříčiňuje, že se velké množství sladké vody dostává do světového oceánu, a tím se salinita v mořích nepatrně snižuje. Zatím toto snižování nemá velký ekologický význam, nicméně prognóza ukazuje, že se salinita bude v budoucnu dále snižovat (Stewart, 2008).

Salinita výrazně ovlivňuje vývoj jak larválních, tak juvenilních jedinců. Při nízkých hodnotách salinity okolo 26‰ a nižší se vývoj veligera značně zpomaluje, popř. k němu vůbec nedochází. U juvenilních jedinců druhu *Pinctada imbricata* je většina z nich schopna si vytvořit byssová vlákna k přichycení se k podkladu při salinitě 29-32‰. U jedinců, kteří se v průběhu juvenilního vývoje nachází mimo toto rozpětí, klesá procentuální podíl jedinců, kteří si byssová vlákna vytvoří. Při nízkých koncentracích si nejsou jedinci schopni vlákna vůbec vytvořit a delší expozice takto nízkým hodnotám je letální (O'Connor & Lawler, 2004).

Subadultní a adultní jedinci druhu *Mytilus edulis* reagují na sníženou salinitu omezením přírůstkem. Při krátkodobé expozici nízké salinitě se přírůstek razantně zmenšil. V dlouhodobém měřítku byla expozice jedinců salinitě <10‰ letální (Almada-Villela, 1984).

Krátkodobě jsou mlži schopni přežít nízké hodnoty salinity. Tolerance vůči takovéto expozici se mění nejen mezidruhově, ale i v rámci jednoho druhu. Juvenilní jedinci jsou na změny salinity mnohem náchylnější než adulti. U druhu *Mesodesma mactriodes* jsou nedospělí jedinci téměř trojnásobně náchylnější vůči snížené salinitě než dospělí jedinci (Carvalho et al., 2015).

3.4. Potravní dostupnost

Většina mlžů se živí filtrací vody, kterou pumpují přes žábry, na kterých vychytávají organický materiál z vody, nejčastěji plankton. Nicméně žábry jako takové nemají dostatečně velkou plochu, proto je jejich povrch různými způsoby zvětšený, aby se zvýšila efektivita (Jørgensen, 1990).

Dostupnost potravy je důležitá už v larvální fázi. Filtrace začíná již ve stádiu trochofory, když se zakládá obrvené velum z apikálního orgánu. Nedostatek potravy se projeví nejen na velikosti pediveligera při metamorfóze, ale následně i na vývoji usazeného juvenilního jedince. Jedinci, jejichž larvy mají lepší přístup k potravě, jsou nejen větší, ale jejich těla obsahují i více lipidů a jejich růst je rychlejší (až šestnásobně) (Phillips, 2002).

Konstantně vyšší přísun potravy pro larvální stádium pozitivně ovlivňuje velikost juvenilního jedince a obsah energeticky důležitých tuků. Nicméně pokud se dostupnost potravy změní, tak se to projeví na larválním stádiu před metamorfózou. Při náhlém zvýšení dostupnosti potravy naroste pediveliger do větší velikosti než při jejím náhlém poklesu. Tento trend je zřejmý i na podílu energeticky důležitých tuků. Nicméně tyto změny nemají ve výsledku vliv na velikosti juvenilních jedinců. Z toho lze říci, že důležitou částí životního cyklu mořských mlžů je stádium veligera a jeho dostupnost k potravě. Tyto poznatky jsou důležité i pro pěstování ekonomicky důležitých druhů, např. *Mytilus edulis*, *Ostrea edulis* (Phillips, 2004).

3.5. Toxické látky a pesticidy

Kvůli rozšiřování lidské populace na Zemi a zvýšené industrializaci se mnoho mořských ekosystému ocitlo ve velkém ohrožení. Polutanty, průmyslové pesticidy nebo toxické látky mají vliv nejen na suchozemský, ale i na mořský ekosystém. Mnoho druhů mořských mlžů (např. *Mytilus edulis*, *Argopecten irradians*, *Spisula solidissima*) je chováno na mořských

farmách, které jsou kvůli své poloze blízko pobřeží vystaveny vlivům antropogenního znečištění.

Testování toxicity zkoumá buď chronické, nebo akutní otravy, které se liší nejen podle délky trvání (akutní – v řádech hodin; chronické – v řádech dnů až týdnů), ale také podle koncentrací látky, jejíž toxicita se zkoumá. Akutní toxicita zkoumá většinou mortalitu jedinců při vysokých koncentracích, zatímco testy chronické toxicity zkoumají spíše než mortalitu, tak subletální faktory.

Mezi významné toxické látky patří těžké kovy, a to především měď a kadmium. Těžké kovy jsou látky, které se v případě mědi a kadmia přirozeně vyskytují rozpuštěné ve formě sloučenin i v moři a např. zinek hraje důležitou roli v různých biochemických cyklech. Toxicita těchto látek nespočívá v jejich přítomnosti jako takové, ale v koncentraci těchto látek v prostředí (Appenroth, 2010). Vyšší koncentrace těžkých kovů jsou škodlivé především pro juvenilní jedince, ačkoliv ani adulti nejsou vůči působení těchto látek zcela imunní. Měď vykazuje v krátkodobém měřítku (96 hodin) nejvyšší toxicitu. LC50 (koncentrace, při které dosahuje úmrtnost 50 %) se pro různé druhy liší, nicméně se pohybuje v řádech desítek $\mu\text{g/l}$ (pro představu LC50 zinku je okolo 2500 $\mu\text{g/l}$). Tyto hodnoty platí však pouze pro druhy *Argopecten irradians* a *Spisula solidissima*. Citlivost na přítomnost mědi je druhově velmi specifická. LC50 pro druh *Mytilus edulis* je téměř pětinasobně vyšší, tj. je mnohem méně citlivý na zvýšenou koncentraci mědi ve vodě než *A. irradians*. Tato pozorování jsou dokládána i dlouhodobou expozicí (140 dní) zvýšené koncentraci mědi, resp. jejích sloučeniny ve vodě. Již při koncentraci 20 $\mu\text{g/l}$ nastala smrt všech jedinců u druhů *A. irradians* a *S. solidissima* již po 100 resp. 29 dnech (Nelson et al., 1988).

Vedle mědi je kadmium dalším kovem, který je pro mnoho organismů toxický. Pro experimenty se nejčastěji používá jeho sloučenina CdCl_2 . Různá životní stadia a jejich stáří vykazují u druhu *Isognomon californicum* (endemický druh mlže Havajských ostrovů) odlišnou citlivost vůči krátkodobé expozici kadmia. S přibývajícím věkem veligerové larvy, juvenilního a dospělého jedince se citlivost na otravu kadmiiem v krátkodobém horizontu snižuje. Citlivost v průběhu vývoje larvy pozvolna klesá. Po metamorfóze se citlivost skokově snižuje, a to více než čtyřnásobně. Pokud se však ke zvýšené koncentraci kadmia přidá další faktor, jako snížená salinita, tak se citlivost všech životních stádií výrazně zvýší, kvůli tomu, že se přidá další stresor (Ringwood, 1990).

Je třeba zmínit, že obě dvě tyto studie zanedbávají přirozený výskyt mědi, resp. kadmia v mořské vodě. Koncentrace těchto kovů ve světovém oceánu je velice proměnlivá, nicméně v průměru se tyto koncentrace v povrchové vodě pohybují okolo 0,9 µg/l pro měď a 0,09 µg/l pro kadmium (Chester & Stoner, 1974).

Se zvyšující se populací Země je vyvíjen tlak na zintenzivnění zemědělství pro zajištění obživy pro lidstvo. Tyto kroky vedly v minulosti k výrobě pesticidů a jiných látek, které zvyšují výnos zemědělských produktů. Nicméně při nesprávné manipulaci s těmito produkty se mohou dostat skrze sladkovodní ekosystémy (vliv na ně je popsán níže) do mořského prostředí. Pesticidy jsou sloučeniny, které obecně slouží v zemědělství jako ochrana produktů před škůdci z různých taxonomických skupin. Pesticidy se často velmi pomalu rozkládají, přičemž produkty tohoto rozkladu mohou být toxičtější než samotný pesticid a samotný rozklad může spotřebovávat z vody velké množství kyslíku.

Nemusí se však jednat pouze o látky používané v zemědělství. V oblastech zasažených nemocemi, které jsou přenášeny komáry (malárie, horečka dengue...), se používají insekticidy, které zabraňují množení tohoto hmyzu. Mnoho těchto oblastí, kde se tyto látky používají, mají však přímý přístup k moři, a pokud ne, tak se tyto látky do moře mohou dostat pomocí říčního toku. V přítomnosti některých takovýchto látek se juvenilní stádia mlžů potýkají s masivním ubytkem váhy a se sníženou schopností růstu. Je zde však rozdíl ve schopnosti vypořádat se s přítomností takovýchto látek, a to nejen mezi druhy, ale i v rámci životních stádií jednoho druhu. Obecně platí, že larvální stádia jsou vůči vystavení toxických látek mnohem citlivější než juvenilní a adultní jedinci (Garcia et al., 2014).

3.6. Vyhledání vhodného substrátu k usazení larvy

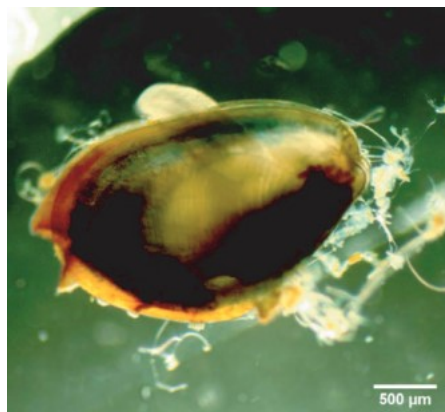
Veliger při metamorfóze odhazuje velum a začíná vyhledávat vhodný substrát, kde se usadí. Některé druhy jsou schopny usadit se prakticky na jakémkoliv substrátu, nicméně jsou i jiné druhy, které vhodný substrát dlouho vyhledávají. Mlži jsou bentičtí živočichové, kteří žijí na specifickém substrátu, který se liší druh od druhu. Vyhledávají písčité dna (např. *Pinna nobilis*) (Rabaoui et al., 2008), pevný substrát korálových útesů (např. Tridacnidae) (Syukri bin Othman et al., 2010), člověkem vytvořené umělé útvary jako bóje, lana (např. *Mytilus* sp.) (Bayne, 1964) nebo i plovoucí dřevo (např. *Teredo navalis*) (Tuente et al., 2002).

Stejně jako u jiných bentických živočichů je planktonní larva důležitým prvkem pro disperzi. Toto platí obzvláště u živočichů, kteří nemohou měnit svoje stanoviště po

metamorfóze, mlže nevyjímaje (Scheltema, 1986). Pro úspěšné usazení a metamorfózu je důležité, aby celkový počet planktonních larev byl dostatečně vysoký. Faktory jako predace, nemožnost najít vhodný substrát nebo úhyn larev mohou způsobit, že úspěšné usazení a následnou metamorfózu bude mít pouze zlomek původních larev (Thorson, 1966).

Mořské proudění na planetární úrovni nemá tak veliký význam, jako to, které je vyvolané povětrnostními vlivy nebo slapovými jevy. Druhy, které se zahrabávají do sedimentu, jsou těmito vlivy ovlivněny více, než druhy, které se přichycují k pevnému podkladu. Některé druhy obývající litorální zónu (např. *Choromytilus meridionalis*) se navíc mohou během odlivu dostat úplně mimo vodu (Griffiths, 1981). Se zvyšující se rychlostí proudění vody se zvyšuje i disperze juvenilních jedinců, kteří jsou buď pouze na povrchu substrátu, tj. nestihli se zahrabat do substrátu, nebo i ti, kteří jsou v jeho povrchové vrstvě, která se přesouvá díky proudění vody. Tento efekt má význam při změnách stanoviště juvenilních jedinců v jejich juvenilní fázi vývoje (Lundquist et al., 2004).

Většina druhů prochází v brzkém vývoji juvenilního jedince tzv. plantigrádní fázi (Obr. 11). Ta se vyznačuje oproti adultním jedincům vyšší schopností pohybu pomocí nohy nebo byssových vláken. Na rozdíl od larvální fáze je už však bentická. Tato fáze pomáhá mnoha druhům, které používají byssová vlákna k přichycení se k substrátu, k disperzi a najetí vhodného substrátu. Např. juvenilní jedinci *Mytilus edulis* se nacházejí na různých površích od pevného substrátu, přes mořskou vegetaci a lastury adultních jedinců, až po samotný vodní sloupec, kde se mohou přichycovat jeden ke druhému. Na počátku této fáze jsou schopni se byssovými vlákny přichytit a poté se odpoutat od povrchu a proudem se přesouvat z místa na místo. Důkazem pro to je nález jedinců v plantigrádní fázi ve vzorcích planktonu. Je možné, že tato fáze vývoje umožňuje jedinci nalézt ideální substrát, kde nebude muset soupeřit o zdroje s adultními jedinci. (Bayne, 1964).



Obr. 11 Plantigrádní fáze vývoje druhu *Mytilus galloprovincialis*. Převzato z (Carl et al., 2011).

Mimo zahrabání se do substrátu nebo přichycení se byssovými vlákny využívají mořští mlži i způsob cementování. Tento mechanismus přichycení se k podkladu je charakteristický např. pro zástupce čeledi Ostreidae (*Ostrea edulis*). Cementování probíhá v několika fázích,

kde pediveliger pohybem nohy prozkoumá povrch substrátu, k němuž se následně přichytí jemnými vlákny. V průběhu pohybu po substrátu se zkracuje noha a zpomaluje se její pohyb. Na konci se larva téměř nepohybuje, morfologicky se změní postavení nohy v lasturu a je zahájen proces samotného cementování, při němž se jedinec drží substrátu nejen pomocí vláken, ale také pomocí nohy, která je na konci tohoto procesu vtažena zpět do lastury (Cranfield, 1973).

Samotný výběr substrátu pro cementaci je důležitý z hlediska toho, jak a jestli vůbec cementace proběhne. Jedinci z čeledi Ostreidae častěji vyhledávají materiály přírodního původu s hrubým povrchem jako horniny nebo lastury jiných jedinců. Na hladkém povrchu, který je často vytvořen člověkem není pro ně snadné se přichytit. Ovšem pokud je na takovémto povrch přítomen biofilm, tak schopnost přichycení se a následné cementace roste nejen na materiálech přírodního, ale i antropogenního původu (Tamburri et al., 2008).

Mechanismy výběru substrátu, poznatky o vhodném substrátu k růstu nebo metody disperse se často používají v marikulturách nebo na mořských farmách, kde se chovají ekonomicky významné druhy jako *Mytilus edulis* nebo *Ostrea edulis*. Tyto poznatky mohou být použity pro zvýšení produkce a následné zvýšení výnosu.

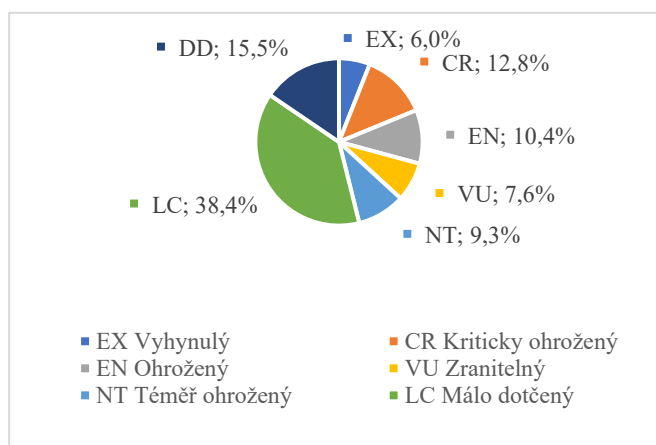
4. Sladkovodní ekosystémy

Sladkovodní ekosystémy představují propojený a dynamicky se měnící ekosystém stojatých a tekoucích vod. Díky velké rozmanitosti životních podmínek jsou tyto ekosystémy druhově velmi bohaté. Na rozdíl od mořských ekosystémů jsou řeky a jezera velmi proměnlivé a podléhají větším změnám v průběhu roku. Nejen mlži se zde musejí vypořádávat se změnou teplot, až zamrznáním vody nebo se změnou rychlosti proudění během roku.

Antropogenní činnost však velmi zasáhla i do těchto ekosystémů a je významným faktorem, který ovlivňuje schopnost přežití sladkovodních druhů mlžů. Je třeba si uvědomit, že není třeba zasahovat přímo do ekosystému, aby jeho kvalita začala klesat. Odlesňování vede k vyšší erozi půdy a při deštích může být půda odnesena do říčních toků a způsobit snížení kvality vody. Důležité je zmínit i obligátní parazitický vztah larválních stádií

sladkovodních mlžů s rybami. Extinkce jednoho rybího druhu může totiž znamenat, že i několik mlžích druhů se nebude schopno vyvíjet, a také vyhynou (Bogan, 1993).

Za posledních téměř třicet let začala globální klimatická změna dramaticky působit i na sladkovodní ekosystémy. V důsledku zvyšující se teploty, nadměrné industrializace a dalších antropogenních vlivů se sladkovodní ekosystémy ocitly v nebezpečí a někteří jejich obyvatelé na pokraji vyhynutí (Strayer & Dudgeon, 2010). Společně s raky patří sladkovodní mlži podle dostupných dat IUCN mezi skupiny s největším počtem vymřelých a ohrožených druhů (Graf 3) (Strayer, 2006).



Graf 3 Graf ukazuje kategorie Červeného seznamu IUCN a procentuální podíl studovaných druhů z řádu Unionida. Přepočteno podle (<https://www.iucnredlist.org/search/stats?taxonomies=100360&searchType=species>).

4.1. Teplota

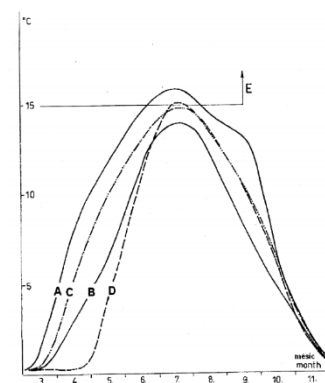
Na rozdíl od druhů obývajících mořské ekosystémy se musí sladkovodní mlži vypořádávat s relativně většími sezónními výkyvy teploty, a to obzvláště v podmínkách mírného pásu. Během letních měsíců se mohou stojaté i tekoucí vody prohrát v celém profilu, v zimě však v různé míře zamrzají.

Teplota vody se zvyšuje i ve sladkovodních ekosystémech, a to nejen kvůli globální klimatické změně, ale také kvůli zvýšené antropogenní činnosti (Pandolfo et al., 2010). Změny teplot ovlivňují parazitický způsob života larválních stádií v rámci jejich larválního vývoje. Při nižší teplotě se schopnost metamorfózy na hostiteli zvyšuje. Nejspíše je to dáno nedostatečnou imunitní odpovědí hostitelské ryby, což naznačuje závislost imunitní odpovědi hostitele na teplotě. Při zvýšení teploty jsou však ryby aktivnější, tudíž schopnost přichycení se na nich může být snížena. Teplota má ovšem vliv i na dobu, po kterou je larva přichycena na hostiteli. Při nižších teplotách se čas prodlužuje, což může být výhodné v zimním období, kdy se vývoj larvy zpomaluje, kvůli nevhodným podmínkám. Nižší teplota např. v zimním období tedy pozitivně ovlivňuje schopnost jak přichycení, tak metamorfózy, ale i díky prodloužení parazitické fáze lepší disperzi jedinců (Roberts & Barnhart, 1999).

Studie prováděná na juvenilních jedincích *Utterbackia imbecilis*, kteří metamorfovali *in vitro* ukazuje, že mortalita těchto jedinců postupně stoupá s rostoucí teplotou, a to již při krátké expozici v řádech dnů. Ukazuje se tedy, že vedle larválního stádia je dalším kritickým bodem ve vývoji sladkovodních mlžů i juvenilní stádium (Dimock & Wright, 1993).

Zvyšující se teplota sladkovodních ekosystémů má u juvenilních jedinců pozitivní vliv na rychlosti jejich růstu a velikosti přírůstku. Nicméně tato pozitivní korelace je narušena trendem zvyšující se mortality jedinců vystavených vyšším teplotám (Carey et al., 2013). Juvenilní jedinci jsou vůči termálnímu stresu velmi citliví, a kromě mortality se u nich objevují i subletální aspekty. Vyšší teploty negativně ovlivňují schopnost zahrabat se do substrátu, přičemž podíl zahrabaných jedinců s vyšší teplotou výrazně klesá, což může zvýšit jejich predaci. Dále klesá produkce byssových vláken, která slouží k přichycení se k pevnému substrátu. Tyto subletální faktory výrazně snižují disperzi nebo možnost vypořádat se se silným proudem v řece (Archambault et al., 2014).

Mezi chladnomilné druhy mlžů patří *Margaritifera margaritifera*. Její výskyt není omezen pouze zeměpisnou šířkou, ale také nadmořskou výškou. Vývoj tohoto druhu prochází parazitickou fází na pstruzích. Právě parazitická fáze vývoje je silně ovlivněna teplotou vody vzhledem k délce této fáze, která trvá téměř celý rok. Pro správný vývoj glochidií je důležité, aby se voda v létě prohřála, a to hlavně v poslední části vývoje, především ve vrcholném létě (Graf 4) navzdory tomu, že juvenilní jedinci jsou již vyvinuti a životaschopní. To může pravděpodobně sloužit k uvolnění v co nejideálnějším prostředí. Nicméně v akvakulturách jsou nároky na letní prohřátí mnohem nižší, vzhledem k udržování konstantní teploty v průběhu roku. To může pomoci k návratu *M. margaritifera* do české krajiny, kde patří mezi ohrožené druhy (Hruška, 1992).



Graf 4 Graf ukazuje sezónní vývoj teploty vody řeky Blanice a řeky Sörkedanselva, Norsko. A – Blanice, 1947; B – Blanice 1941; C – Blanice, průměr teplot v letech 1932–1986; D – Sörkedanselva, Norsko, průměr teplot v letech 1981–1986; E – pravděpodobný minimální vrchol teplotní křivky pro reprodukci *M. margaritifera*; převzato z (Hruška, 1992).

4.2. Usazení

Stejně jako mořské druhy mlžů jsou i sladkovodní zástupci zcela nebo téměř nepohybliví a disperzním stádiem je larva. Na rozdíl od mořských druhů je larva řady sladkovodních

druhů obligátním parazitem různých druhů ryb. Tato parazitická fáze je velkou výhodou v tekoucích vodách, kde se s pomocí hostitele mohou larvy rozšířit i proti proudu řeky. Po skončení metamorfózy na hostitelské rybě se juvenilní mlž odpojuje od svého hostitele a odpadá na povrch substrátu. Krátkodobě se také může přemístit díky proudu o kus dále (Wächtler et al., 2001).

Proud je však nestálý a velmi často se během roku proměňuje v závislosti na okolních vlivech (sucho, tání sněhu, antropogenní činnost). Vedle disperze juvenilních jedinců má proud vliv také na stabilitu substrátu. A právě stabilita substrátu ovlivňuje nejen druhovou bohatost, ale také abundanci. Studie ukazují, že právě druhová bohatost a abundance jsou pod tlakem hydrodynamických vlivů, a to především síly proudu, které působí na nestabilní substrát, což se ve výsledku ukazuje jako limitující faktor pro úspěšnou disperzi a usazení v říčním habitatu. Nicméně je velmi pravděpodobné, že mlži jsou vůči pohybu nestabilního substrátu do jisté míry tolerantní (Allen & Vaughn, 2010).

Juvenilní jedinci se po odpadnutí od hostitelské ryby zahrabávají do substrátu. Zahrabání probíhá v několika fázích. Nejdřív jedinec za pomoci nohy zkouší substrát jejím zahrabáním. Po nalezení vhodného místa se juvenilní jedinec vzpřímí a následuje další série hrabání za pomoci nohy, která pomáhá zahrabat se do substrátu stále hlouběji (Trueman, 1968 cit. dle Lewis & Riebel, 1984;). Výběr substrátu a hloubka a pozice na dně je do jisté míry dán druhově. Některé druhy vyhledávají menší hloubku, kde je relativně stabilní a vhodná koncentrace kyslíku a odkud mohou při zhoršení podmínek oddriftovat jinam. Hlubší vrstvy mají na druhou stranu větší teplotní stabilitu, a to především v zimním období (Bílý et al., in press).

Důležitým faktorem, který ovlivňuje usazení metamorfovaných jedinců je tzv. „bed shear stress“. Jedná se o proces posunu dvou vrstev, v tomto případě proudící vody a sedimentu na dně. Vyšší rychlost proudění vody zapříčiní i pohyb sedimentu na dně, na kterém se mohou vyskytovat i nově metamorfovaní jedinci mlžů, kteří se ještě nestihli zahrabat do substrátu. Tato síla může mít za následek formování kolonií v místech pomalejšího proudu a pozitivně ovlivňuje disperzi juvenilních jedinců ve směru toku (Daraio et al., 2010).

4.2.1. Velikost a struktura substrátu

Struktura substrátu má veliký význam pro juvenilní jedince. Nejvíce informací máme zatím o druhu *Margaritifera margaritifera* v akvakulturách. *M. margaritifera* je druh

dlouhověkého sladkovodního mlže, který je v mnoha lokalitách považován za kriticky ohrožený. Studie ukazují korelaci mezi velikostí substrátu a schopností přežití juvenilních jedinců *M. margaritifera*. V akvakulturách, které slouží k vývoji larválních stádií a juvenilních jedinců v kontrolovaných podmínkách, se substrátem o velikosti 1-2 mm, byl prokázán až dvojnásobný procentuální podíl přeživších juvenilních jedinců než v těch se substrátem o velikosti 0,25-1 mm. Je to nejspíše dáno velmi specifickým životním cyklem, kdy juvenilní fáze trvá mnohem déle než u jiných mlžů. Nicméně je třeba více studií, které objasní výběr substrátu a schopnost juvenilních jedinců *M. margaritifera* v takovémto substrátu přežít a dožít se pohlavní dospělosti. Ukazuje se, že struktura substrátu hraje důležitou roli v akvakulturách, které slouží pro výzkum druhů mlžů, a to z hlediska mortality těchto jedinců (Lavictoire et al., 2016).

Struktura a typ substrátu jsou také faktory, které ovlivňují dobu, za kterou se nově metamorfovaní jedinci budou schopni do něj zahrabat a zaujmout vzpřímenou pozici. Ukazuje se, že doba potřebná pro napřímení se v substrátu se mění v závislosti na velikosti částic substrátu. Rychlost zahrabání se a zaujmutí vzpřímené pozice se zrychluje v jemnějším substrátu (např. písčité dno) (Lewis & Riebel, 1984).

4.3. Potravní dostupnost

Mlži se živí filtrací vody, z níž vychytávají fytoplanktonní řasy, zooplankton či částice detritu. Jak již bylo zmíněno výše, juvenilní fáze života mlžů představuje kritickou fází jejich vývoje. V průběhu druhé metamorfózy se dramaticky mění morfologie juvenilního jedince, s čímž souvisí i způsob získávání potravy. Po metamorfóze vznikají u juvenilních jedinců důležité struktury sloužící především k přijímání potravy. Tyto struktury se nazývají labiální palpy. Ty produkují hlen, za jehož pomoci získávají mlži z vody organické zbytky, které si následně pomocí cílů posouvají do úst. Tyto orgány se vyskytují nejen u sladkovodních, ale i u mořských druhů (Araujo et al., 2018; Beninger et al., 1995).

Zatím studované druhy *Margaritifera margaritifera* a *Unio mancus* vykazují v juvenilní fázi před druhou metamorfózou odlišný způsob získávání potravy. Ukazuje se, že před úplným vytvořením žaber a labiálních palp, které jsou důležité pro filtraci vody, získávají juvenilní jedinci potravu pomocí cílů, které aktivně vytváří proud, jímž si juvenil přichání potravu. Pozorování pomocí SEM naznačuje, že přechod na úplnou filtraci začíná tvorbou sifonu, který se tvoří právě z cílů. Pozorované druhy se liší především v délce vývoje

labiálních palp, kdy u druhu *U. mancus* jsou tyto struktury vytvořené téměř třikrát rychleji než u *M. margaritifera* (Araujo et al., 2018). To může být do jisté míry dáno i dlouhověkostí *M. margaritifera* a její velmi dlouhou juvenilní fází.

Studium chování jedinců druhu *Villosa iris* (Unionidae) ukázalo, že juvenilní jedinci, kteří se po metamorfóze a odpadnutí od hostitelské ryby zahrabají do dna v místech, kde nemusí odolávat silnému proudu, získávají potravu i jiným způsobem než pouze filtrací. Pomocí nohy a jejího pohybu vychytávají z okolního sedimentu částičky detritu (Yeager et al., 1994).

U tohoto druhu byla později nalezena potravní specifická. Juvenilní jedinci *Villosa iris* různého stáří ukazují jistou potravní selekci v závislosti na velikosti vlastních úst a jícnu a velikosti fytoplanktonní řasy. Juvenilní jedinci jsou schopni pomocí cílů zachytit řasy jakékoliv velikosti, nicméně ty velké se na nich neudrží a jsou s proudem vypuzeny ven. Právě velikost úst a jícnu juvenilních jedinců do jisté míry určuje, jakou potravu budou účinně filtrovat pomocí cílů z vody (Beck & Neves, 2003).

Juvenilní jedinci *Margaritifera margaritifera* se po oddělení od hostitele a zahrabání se do sedimentu živí nejen filtrací pomocí cílů, ale také pohybem nohy, s jejíž pomocí si přivádějí částice bentosu do úst. Přejít na čistého filtrátora není však ovlivněn věkem juvenilního jedince. Pro tento přechod je důležitý vývoj žaberního aparátu, který mimo dýchání slouží i k zachycování potravy. Vývoj žaber probíhá stejně jako u mořských druhů (Obr. 3). Tento vývoj ale není závislý na věku jedince nýbrž na jeho velikosti, tudíž filtrátory se mohou v rámci jednoho druhu stát jedinci rozdílného věku (Schartum et al., 2017).

4.4. Toxicita prostředí, polutanty

V současné době se stalo znečišťování sladkovodních ekosystémů globálním problémem. Lidstvo se o kvalitu sladké vody hluboce zajímá, a to z důvodu dostupnosti pitné vody. Nicméně její znečištění má důsledky, které nepůsobí pouze na člověka, ale na většinu organismů obývajících tyto habitaty. Většina cizorodých látek, které se dostávají do sladkých vod, jsou antropogenního původu. Většina takovýchto látek se do prostředí dostává skrze zemědělskou a průmyslovou činnost. Se zvyšováním intenzity zemědělství se do vod při odtoku mohou dostat látky jako různé pesticidy (atrazin, glyfosfát, DDT), těžké kovy (měď, rtuť...), toxické látky anorganického charakteru (amoniak) a mnoho jiných látek, které mění charakter vody a ovlivňují organismy v ní žijící. Velkým problémem je fakt, že se tyto látky rozkládají ve vodě velmi pomalu a v případě těžkých kovů vůbec (Sánchez-Bayo et al., 2011).

4.4.1. Těžké kovy

4.4.1.1. Měď

Měď patří mezi prvky, které hrají důležitou roli v biochemických rytmech různých organismů, např. hemocyanin (respirační protein měkkýšů) obsahuje dvě molekuly mědi. Ve větších koncentracích je však měď silně toxická, a to především pro fytoplanktonní organismy, tudíž se její sloučeniny používají jako prostředek k hubení těchto organismů. Takovéto využití mědi, resp. jejích sloučenin má za následek zvyšování její koncentrace ve sladkovodních ekosystémech (Mansilla-Rivera & Nriagu, 1999).

Juvenilní mlži vykazují citlivost na přítomnost nízkých koncentrací mědi ve vodě (24–30 µg/l). Reagují utlumením pohybu lastury, až jejím zavřením. Toto chování sice zabraňuje vniknutí mědi do jedince, nicméně ho velmi limituje, co se příjmu potravy týče. Se zvyšující se koncentrací mědi ve vodě však dochází k akutní otravě a úhynu většího množství jedinců. Při krátkodobé expozici nebyla prokázána extrémně zvýšená mortalita jedinců, nicméně lze předpokládat, že při delším vystavení zvýšené koncentraci mědi ve vodě může docházet k úhynu jedinců z důvodu inhibice příjmu potravy (Jacobson et al., 1993).

Dlouhodobá expozice sloučeninám mědi nemá za následek pouze zvýšený úhyn juvenilních jedinců. Ukazuje se, že tito jedinci akumulují měď ve svém těle, kde se koncentrace této látky při dlouhodobé expozici dramaticky zvyšuje, a to více než pětinasobně. Tím se nicméně snižuje koncentrace fyziologicky důležitých iontů jako Na^+ a K^+ a s nimi související inhibice aktivity sodno-draselné pumpy. Mimo to způsobuje chronická otrava mědí další změny, např. snížení efektivity filtrace nebo oxidativní stres (Jorge et al., 2013).

Lze shrnout, že měď, jakožto toxický kov způsobuje u juvenilních jedinců kromě zvýšené mortality i fyziologické nebo behaviorální změny. Vedle přímých vlivů na juvenilní mlže, tak může zvýšená koncentrace mědi způsobit útlum primární produkce, nebo snížení až úplné zastavení růstu fytoplanktonu, který tvoří jednu ze složek potravy juvenilních stádií mlžů (Gardham et al., 2015).

4.4.1.2. Kadmium

Kadmium je obecně pro živočichy označováno jako velmi toxický až karcinogenní kov. Drtivá většina emisí kadmia je antropogenního původu, přičemž do vody se dostávají prostřednictvím srážek. Většina kadmia, která se dostane do vodního prostředí se usazuje

v sedimentu. To má za následek velké nebezpečí pro bentické organismy, včetně mlžů a jejich juvenilních stádií (Wright & Welbourn, 1994).

Právě nově metamorfovaní juvenilní jedinci jsou velmi náchylní na zvýšenou koncentraci tohoto kovu ve vodě. V porovnání s jinými těžkými kovy je toxicita kadmia v krátkodobém horizontu několikanásobně vyšší. To má za následek zvýšenou mortalitu juvenilních jedinců již v brzké fázi jejich vývoje (Wang et al., 2010). Ukazuje se, že smrtelná dávka (LC50) je až třikrát nižší než u mědi a asi čtyřikrát nižší než pro rtuť, a to již při expozici 48 hodin. Při delším vystavení juvenilních jedinců

Kov	LC50 pro 48 hod (mg/l) – měkká voda	LC50 pro 48 hod (mg/l) – tvrdá voda
Zn ⁺²	0,355	0,588
Cr ⁺⁶	0,295	1,187
Ni ⁺²	0,240	0,471
Hg ⁺²	0,216	0,233
Cu ⁺²	0,171	0,388
Cd ⁺²	0,057	0,137

Tab. 1 Tabulka ukazuje smrtelnou dávku (LC50) iontů těžkých kovů v krátkodobém horizontu 48 hod pro druh *Anodonta imbecilis* v různě tvrdé vodě. Přepočteno podle (Keller & Zam, 1991).

sloučeninám kadmia tento poměr rapidně narůstá. Toxicita těžkých kovů je však závislá i na tvrdosti vody (Tab.1). Nicméně i při laboratorních pokusech s různě tvrdou vodou vykazuje kadmium největší toxicitu pro juvenilní stádia. (Keller & Zam, 1991).

Mlži jsou schopni těžké kovy absorbovat do svého těla případně lastury. Ačkoliv se množství akumulovaných kovů liší kov od kovu, lze vysledovat určitý trend různých koncentrací kovů v tělních tkáních a lasturách. Bylo zjištěno, že koncentrace kovů v lasturách je nižší než v tělní tkáních, a navíc byly tyto kovy zakomponovány přímo v lastuře, a nikoliv pouze na jejím povrchu, což by značilo kontaminaci ze sedimentu. To ukazuje, že tyto malé koncentrace se sem dostávají také při formování lastury a jejím růstu. Z měkkých tělních tkání vykazují největší obsah těžkých kovů (kadmium, zinek, olovo, měď) žábry. Je to dané především skutečností, že žábry slouží nejen jako orgán dýchání ale také pro příjem potravy (Anderson, 1977).

Obecně vzato, u juvenilních jedinců má dlouhodobá expozice zvýšené koncentraci těžkých kovů za následek zpomalení růstu, snížení efektivity filtrace, změny enzymatické aktivity, popř. změny chování. Při vysokých koncentracích těchto látek dochází i k úhynu juvenilních jedinců (Naimo, 1995). Ukazuje se, že každá fáze larválního a juvenilního vývoje je specifická citlivostí na koncentraci určitých těžkých kovů. Na rozdíl od glochidií a starších

juvenilních jedinců druhů *Lampsilis siliquoidea* a *Lampsilis rafinesqueana* byli juvenilní jedinci starší 5 dní citlivější k akutní otravě kadmíem nebo zinkem. Nicméně studie jsou nedostatečné, co se týče dlouhé expozice (v řádech týdnů) a vlivu chronické otravy na kompletní životní cyklus mlžů (Wang et al., 2010).

4.4.2. Pesticidy a jiné toxické látky

Jak bylo uvedeno v kapitole 3.5. i sladkovodní prostředí je silně ovlivněno používáním pesticidů. Při nesprávném zacházení s těmito látkami, případně při přírodních událostech (děšť, eroze půdy) se mohou tyto látky dostat do vodního prostředí, kde především to sladkovodní je těmto cizorodým látkám vystaveno více než mořský ekosystém. Toxicita pesticidů je pro mlže a jejich vývojová stádia odlišná od toxicity pro cílové organismy. Není však pravidlem, že všechny průmyslově používané pesticidy jsou v krátkodobém měřítku toxické pro všechna juvenilní stádia mlžů, např. atrazin (herbicide) je méně toxický nebo vůbec toxicitu nevykazuje. Naopak mezi nejtoxičtější pesticidy patří fungicidy (chlorothalonil, pyraclostrobin), které nejsou toxické pouze pro mlže, ale také pro jiné bezobratlé i obratlovce. Při dlouhodobé chronické expozici (21 dní) atrazinu (herbicidní přípravek) byl zjištěn snížený přírůstek. Nelze však jednoznačně považovat tento herbicide jako signifikantní příčinu pro utlumení růstu (Bringolf, Cope, Eads, et al., 2007).

Významnou sloučeninou užívanou jako herbicide je glyfosfát. Jde o organickou sloučeninu na bázi fosfanátu, kterou vynalezla v sedmdesátých letech společnost Monsanto a dodnes patří mezi nejvíce využívaný herbicide v zemědělství (Woodburn, 2000). Glyfosfát je obsažen v podobě aktivních látek v produktech jako Roundup® nebo Aqua Star®, které patří mezi nejhojněji využívané herbicidní chemikálie. Laboratorní testy prováděné na larválních a juvenilních stádiích *Lampsilis siliquoidea* prokázaly akutní otravu obou stádií. Koncentrace, při které nastávají různé změny organismu se pro různé přípravky obsahující glyfosfát liší, nicméně lze potvrdit, že tyto přípravky stojí za akutní otravou glochidií a juvenilních jedinců v krátkodobém měřítku 24-96 hodin a velikou úmrtností juvenilních jedinců a larválních stádií. Testy chronické otravy a dlouhodobého působení látek na bázi glyfosfátu jsou velmi podobné závěrům akutní otravy. Životaschopnost juvenilních jedinců je výrazně snížena, a to o více než 50 % oproti jedincům u kontrolních skupin (Bringolf, Cope, Mosher, et al., 2007).

Otravy glyfosátem jako následek legálního použití herbicide Roundup® na lučních pozemcích byly zaznamenány také při venkovních odchovech perlodky říční v ČR.

Laboratorní testy následně potvrdily toxicitu pro tyto odchovy již při velmi nízkých koncentracích (Hruška, 1991).

Na přelomu 80. a 90. let minulého století se zkoumal vliv toxicity přípravků používaných lokálně v České republice na ochranu rostlin na kriticky ohrožený druh *Margaritifera margaritifera*. Tyto látky se do říčního ekosystému dostávají jako důsledek velkého deště a následného splachu z okolních polí. Spolu s nimi se do řek dostává i množství zeminy, kvůli které se ve vodě může tvořit zákal. Ten mimo jiné způsobuje i změny v chemismu vody (zvýšení koncentrace kovů a jiných látek). Vliv takovýchto zákalů má velmi negativní dopad na juvenilní stádia *M. margaritifera* a v roce 1989 způsobil obrovský úhyn juvenilních jedinců. Nicméně ve velké míře se do vody se splachem dostávají i průmyslově používaná hnojiva a přípravky na ochranu rostlin (pesticidy, fungicidy...). (Tab. 2) ukazuje LC50 různých organických látek v měřítku 48 hodin, s jejíž pomocí bylo následně rozhodnuto o jejich použití v ochranném pásmu povodí Blanice s výskytem *M. margaritifera*. U látek, jejichž použití bylo povoleno, bylo vydáno nařízení o jejich aplikaci v závislosti na srážkách, aby nedocházelo ke splachu těchto látek do říčního ekosystému (Hruška et al., 1991).

Přípravek	LC50 – 48 hodin	Třída toxicity	Použití
TCA	12,2 mg/l	3 – látky středně jedovaté	Zakázáno z důvodu používání vysokých koncentrací
Fundazol	0,14 mg/l	5 – látky velmi silně jedovaté	Zakázáno z důvodu silné toxicity pro <i>M. margaritifera</i>
Retacel	0,03 ml/l	3 – látky středně jedovaté	Povoleno použití pouze v doporučených dávkách
Glean	0,24 mg/l	5 – látky velmi silně jedovaté	Povoleno pro rok 1991 v malých koncentracích (možnost negativních chronických vlivů)
Harmony	0,17 mg/l	5 – látky velmi silně jedovaté	Povoleno pro rok 1991 v malých koncentracích (možnost negativních chronických vlivů)

Tab. 2 Tabulka ukazuje LC50 přípravků pro ochranu zemědělských plodin, jejich zařazení do třídy toxicity podle LC50 a status schválení pro použití. Přepracováno podle (Hruška et al., 1991).

Testování na sedmi skupinách juvenilních perlorodek 0+ ve Výzkumném ústavu rybářském a hydrobiologickém (RNDr. R. Faina, 23.8.1990) prokázalo pro Roundup letální koncentraci LC50 za 48 hodin 0,03 ppm. Avšak i při nejnižší testované koncentraci 0,01 ppm došlo k 100 % úhynu, pouze však později – za 96 hodin. (Faina, 1990). Je třeba mít na paměti, že výše uvedená studie a data v ní obsažená byla vypracována na začátku 90. let a ukazují pouze akutní vlivy uvedených látek. Vzhledem k faktu, že se většina těchto látek stále používá, je třeba posoudit i chronické vlivy na juvenilní jedince *M. margaritifera*.

Obecně lze konstatovat, že evoluční původ a fyziologie mlžů je velmi odlišná od členovců, na které cílí insekticidy, ale i od savců, u nichž se kontroluje toxicita různých pesticidů zejména ve vztahu k lidem. Proto je působení na mlže a zejména na jejich citlivější vývojová stádia (glochidia, juvenilní stádia) specifické a bez dostatečných a kvalitních ekotoxikologických testů a dat jej nelze předvídat. Některé látky jsou pro tyto organismy více toxické než jiné a bez dostatečných dat bude docházet ke snižování druhové bohatosti sladkovodních mlžů (Cope et al., 2008).

4.4.2.1. Amoniak

Amoniak je chemicky velmi labilní anorganická látka, která vzniká nejčastěji rozkladem organické hmoty. Amoniak je hlavním zdrojem dusíku pro vodní rostliny, současně se však jedná o velmi toxickou látku pro některé živočichy. Ve vodě se vyskytuje v podobě molekuly NH_3 nebo v podobě iontu NH_4^+ , přičemž jejich poměr je závislý na teplotě vody a jejím pH. Do říčních systémů se ve velkém množství nejčastěji dostává z čistíren odpadních vod. Toxicita molekulárního amoniaku je větší než toxicita amonného iontu NH_4^+ (Ingram, 1999).

Studie ukazují, že právě sladkovodní mlži jsou vůči vystavení amoniaku citlivější než jiné organismy. Je složité testovat toxicitu sedimentu vzhledem k tomu, že v sedimentu obsažený amoniak často disociuje do vody, tudíž jsou tyto testy nepřesné. Nicméně, tím, že amoniak je velmi často obsažen v sedimentu, v němž jsou juvenilní stádia zahrabána, jsou právě tyto jedinci velmi citliví na jeho zvýšenou koncentraci. Při krátkodobé subletální otravě amoniakem se rapidně zpomaluje růst nově metamorfovaných juvenilních jedinců, a to až o polovinu, a s tím se zvyšuje i jejich mortalita (Newton et al., 2003).

Dlouhodobá expozice zvýšené koncentraci amoniaku ukazuje podobná data jako krátkodobá subletální otrava. Růst juvenilních jedinců se v průběhu času zpomaluje až úplně zastavuje, zatímco mortalita způsobená otravou roste při dlouhodobé expozici až k hodnotám

okolo 80 %. Při studii dlouhodobých účinků amoniaku je více než podíl mrtvých jedinců sledován vliv zvýšených koncentrací amoniaku na subletální charakteristiky jako je schopnost a rychlost růstu, která je těmito koncentracemi velmi ovlivněna (Wang et al., 2007).

4.5. Vztah parazit – hostitel

Většina sladkovodních mlžů se v rámci larválního vývoje stává obligátním parazitem ryb. K tomuto způsobu života se jim vyvinulo několik morfologických struktur, které jsou pro přežití na hostiteli nezbytné, viz kapitolu 2.2.2. Tento parazitický vztah je důležitý nejen pro dokončení životního cyklu sladkovodních mlžů, ale i pro disperzi těchto bentických organismů, obzvláště proti proudu tekoucích řek.

Jako mnoho jiných parazitických organismů jsou i glochidia do jisté míry schopna ovlivňovat chování svého hostitele. Infikované ryby jsou méně aktivní, vzdálenost uplavaná proti proudu se snižuje a oproti neinfikovaným jedincům je čas jejich migrace posunut do období, kdy se zvyšují teploty. Tyto změny v chování v podobě snížení plavecké schopnosti hostitele jsou dány tím, že některá glochidia vyhledávají pro přichycení se ploutve. Nicméně tyto faktory, které omezují hostitele v jeho normálním fungování, po odpadnutí juvenilního jedince rychle mizí (Horký et al., 2014).

V podmínkách mírného pásu, kam patří i Česká republika, je sezonalita faktorem, který silně ovlivňuje přítomnost glochidií na hostitelské rybě. Obecně vzato je největší koncentrace glochidií v průběhu jara a léta, kdy se na jednom rybím jedinci vyskytuje až několik stovek glochidií několika druhů mlžů (Blažek & Gelnar, 2006), u *Margaritifera margaritifera* až tisíce glochidií na jednom rybím jedinci (Bauer & Wächtler, 2001).

5. Závěr

Tato práce shrnuje faktory, které ovlivňují juvenilní stádia mlžů, jejich vývoj a životaschopnost. Jsou zde popsány vývojové cykly, které se pro různé druhy liší. Dále je popsán vliv abiotických faktorů prostředí, jako je zvyšující se teplota, změna salinity a chemismu vody, a také antropogenních faktorů, např. průmyslové zemědělství, používání pesticidů. Antropogenní činnost stojí za globální klimatickou změnou, v jejímž důsledku se zvyšuje teplota nejen světového oceánu, ale také sladkovodních ekosystémů.

Zvýšení teploty ovlivňuje nejen chemismus vody, ale také fyziologii juvenilních jedinců, kteří jsou v rámci životního cyklu nejcitlivějším stádiem. Ve sladkovodních ekosystémech dochází k velkému úbytku populací mlžů. Mnoho studií odhaduje, že například více než 70 % sladkovodních mlžů žijících na území USA patří mezi ohrožené a globálně patří mezi skupinu, jejíž počty se rapidně snižují. Pro zachování diverzity nejen sladkovodních, ale i mořských druhů je třeba dalších výzkumů a studií zabývajících se juvenilními stádii. Většina prací se zabývá adultními jedinci, jejichž odolnost vůči negativním vlivům je větší než u juvenilů. Nicméně pro dosažení dospělosti je nutné přežít právě výše několikrát zmíněnou juvenilní fázi. Je pravděpodobné, že pokud nebude kladen větší důraz na celosvětovou ochranu mlžů, tak mnoho dalších druhů jak sladkovodních, tak mořských čeká vymření. To způsobí nejen zásadní změny potravních řetězců ve vodních ekosystémech, ale i kritické narušení koloběhu živin v nich.

6. Použitá literatura a internetové zdroje

6.1. Literatura

- Ackerman, J. D., Sim, B., Nichols, S. J., & Claudi, R. (1994). A review of the early life history of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): comparisons with marine bivalves. *Canadian Journal of Zoology*, 72, 1169–1179.
- Aldridge, D. C., & McIvor, A. L. (2003). Gill evacuation and release of glochidia by *Unio pectum* and *Unio tumidus* (Bivalvia: Unionidae) under thermal and hypoxic stress. *Journal of Molluscan Studies*, 69, 55–59.
- Allen, D. C., & Vaughn, C. C. (2010). Complex hydraulic and substrate variables limit freshwater mussel species richness and abundance. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(2), 383–394.
- Almada-Villela, P. C. (1984). The Effects of Reduced Salinity on the Shell Growth of Small *Mytilus Edulis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 64(1), 171–182.
- Anderson, R. v. (1977). Concentration of Cadmium, Copper, Lead, and Zinc in Six Species of Freshwater Clams. *Bulletin of Environmental Contamination & Toxicology*, 18(4), 492–496.
- Appenroth, K.-J. (2010). Definition of “Heavy Metals” and Their Role in Biological Systems. In *Soil Heavy Metals. Soil Biology* (Vol. 19, pp. 19–29).
- Araujo, Rafael, & Ramos, M. A. (1998). Description of the glochidium of *Margaritifera auricularia* (Spengler 1793) (Bivalvia, Unionoidea). *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences*, 353, 1553–1559.

- Araujo, R., Campos, M., Feo, C., Varela, C., Soler, J., & Ondina, P. (2018). Who wins in the weaning process? Juvenile feeding morphology of two freshwater mussel species. *Journal of Morphology*, 279(1), 4–16.
- Archambault, J. M., Cope, W. G., & Kwak, T. J. (2014). Survival and behaviour of juvenile unionid mussels exposed to thermal stress and dewatering in the presence of a sediment temperature gradient. *Freshwater Biology*, 59(3), 601–613.
- Barnhart, M. C., Haag, W. R., & Roston, W. N. (2008). Adaptations to host infection and larval parasitism in Unionoida. *Journal of the North American Benthological Society*, 27(2), 370–394.
- Bauer, G., & Wächtler, K. (2001). *Ecology and Evolution of the Freshwater Mussels Unionoida*.
- Bayne, B. L. (1964). Primary and Secondary Settlement in *Mytilus edulis* L. (Mollusca). *Journal of Animal Ecology*, 33(3), 513–523.
- Beck, K., & Neves, R. J. (2003). An Evaluation of Selective Feeding by Three Age-Groups of the Rainbow Mussel *Villosa iris*. *North American Journal of Aquaculture*, 65(3), 203–209.
- Beninger, P. G., St-Jean, S. D., & Poussart, Y. (1995). Labial palps of the blue mussel *Mytilus edulis* (Bivalvia: Mytilidae). *Marine Biology*, 123, 293–303.
- Berge, J. A., Bjerkeng, B., Pettersen, O., Schaanning, M. T., & Øxnevad, S. (2006). Effects of increased sea water concentrations of CO₂ on growth of the bivalve *Mytilus edulis* L. *Chemosphere*, 62(4), 681–687.
- Bílý, M., Simon, O., Barák, V., & Jahelková, V. (in press). Occurrence depth of juvenile freshwater pearl mussels (*Margaritifera margaritifera*) in a river bed tested by experimental mesh tubes. *Hydrobiologia*.
- Blažek, R., & Gelnar, M. (2006). Temporal and spatial distribution of glochidial larval stages of European unionid mussels (Mollusca: Unionidae) on host fishes. *Folia Parasitologica*, 53, 98–106.
- Bogan, A. E. (1993). Freshwater Bivalve Extinctions (Mollusca: Unionoida): A Search for Causes'. *American Zoology*, 33, 599–609.
- Bringolf, R. B., Cope, W. G., Eads, C. B., Lazaro, P. R., Barnhart, M. C., & Shea, D. (2007). Contaminant Sensitivity of Freshwater Mussels Acute and Chronic Toxicity of Technical-grade Pesticides to Glochidia and Juveniles of Freshwater Mussels (Unionidae). *Environmental Toxicology and Chemistry*, 26(10), 2086–2097.
- Bringolf, R. B., Cope, W. G., Mosher, S., Barnhart, M. C., & Shea, D. (2007). Contaminant Sensitivity of Freshwater Mussels Acute and Chronic Toxicity of Glyphosate Compounds to Glochidia and Juveniles of *Lapsilis Siliquoidea* (Unionidae). *Environmental Toxicology and Chemistry*, 26(10), 2094–2100.
- Cannuel, R., Beninger, P. G., McCombie, H., & Boudry, P. (2009). Gill Development and Its Functional and Evolutionary Implications in the Blue Mussel. *Biological Bulletin*, 217(2), 173–188.

- Carey, C. S., Jones, J. W., Hallerman, E. M., & Butler, R. S. (2013). Determining optimum temperature for growth and survival of laboratory-propagated juvenile freshwater mussels. *North American Journal of Aquaculture*, 75(4), 532–542.
- Carl, C., Poole, A. J., Vucko, M. J., Williams, M. R., Whalan, S., & de Nys, R. (2011). Optimising settlement assays of pediveligers and plantigrades of *Mytilus galloprovincialis*. *Biofouling*, 27(8), 859–868.
- Carriker, M. R. (1961). Interrelation of functional morphology, behavior, and autecology in early stages of the bivalve *Mercenaria mercenaria*. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*, 77(2), 168–241.
- Carvalho, Y. B. M., Romano, L. A., & Poersch, L. H. S. (2015). Effect of low salinity on the yellow clam *Mesodesma mactroides*. *Brazilian Journal of Biology*, 75(1), 8–12.
- Chester, R., & Stoner, J. H. (1974). The Distribution of Zinc, Nickel, Manganese, Cadmium, and Iron in Some Surface Waters from the World Ocean. *Marine Chemistry*, 2, 17–32.
- Cope, W. G., Bringolf, R. B., Buchwalter, D. B., Newton, T. J., Ingersoll, C. G., Wang, N., Augspurger, T., Dwyer, F. J., Barnhart, M. C., Neves, R. J., & Hammer, E. (2008). Differential exposure, duration, and sensitivity of unionoidean bivalve life stages to environmental contaminants. *Journal of the North American Benthological Society*, 27(2), 451–462.
- Cranfield, H. J. (1973). Observations on the Behaviour of the Pediveliger of *Ostrea edulis* during Attachment and Cementing. *Marine Biology*, 22, 203–209.
- Daraio, J. A., Weber, L. J., & Newton, T. J. (2010). Hydrodynamic modeling of juvenile mussel dispersal in a large river: The potential effects of bed shear stress and other parameters. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(3), 838–851.
- Dickinson, G. H., Ivanina, A. v., Matoo, O. B., Pörtner, H. O., Lannig, G., Bock, C., Beniash, E., & Sokolova, I. M. (2012). Interactive effects of salinity and elevated CO₂ levels on juvenile eastern oysters, *Crassostrea virginica*. *Journal of Experimental Biology*, 215(1), 29–43.
- Dimock, R. v., & Wright, A. H. (1993). Sensitivity of juvenile freshwater mussels to hypoxic, thermal and acid stress. *The Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*, 109(4), 183–192.
- Duarte, C., Navarro, J. M., Acuña, K., Torres, R., Manríquez, P. H., Lardies, M. A., Vargas, C. A., Lagos, N. A., & Aguilera, V. (2014). Combined effects of temperature and ocean acidification on the juvenile individuals of the mussel *Mytilus chilensis*. *Journal of Sea Research*, 85, 308–314.
- Faina, R. (1990). *Nepublikovaná laboratorní zpráva VÚRH*.
- Feely, R. A., Sabine, C. L., Lee, K., Berelson, W., Kleypas, J., Fabry, V. J., & Millero, F. J. (2004). Impact of Anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ System in the Oceans. *Science Magazine*, 305(5682), 362–366.
- Fryer, G. (1961). The developmental history of *Mutela bourguignati* (Ancey) Bourguignat (Mollusca: Bivalvia). In *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* (Vol. 244, Issue 711). <https://about.jstor.org/terms>

- Garcia, R. N., Chung, K. W., Key, P. B., Burnett, L. E., Coen, L. D., & DeLorenzo, M. E. (2014). Interactive effects of mosquito control insecticide toxicity, hypoxia, and increased carbon dioxide on larval and juvenile Eastern oysters and hard clams. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 66(3), 450–462.
- Gardham, S., Chariton, A. A., & Hose, G. C. (2015). Direct and indirect effects of copper-contaminated sediments on the functions of model freshwater ecosystems. *Ecotoxicology*, 24(1), 41–70.
- Gazeau, F., Quiblier, C., Jansen, J. M., Gattuso, J. P., Middelburg, J. J., & Heip, C. H. R. (2007). Impact of elevated CO₂ on shellfish calcification. *Geophysical Research Letters*, 34(7), 1–5.
- Griffiths, R. J. (1981). Aerial exposure and energy balance in littoral and sub littoral *Choromytilus merwionalis* (Kr.) (Bivalvia). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 52, 231–241.
- Haag, W. R., & Staton, L. J. (2003). Variation in fecundity and other reproductive traits in freshwater mussels. *Freshwater Biology*, 48, 2118–2130.
- Horký, P., Douda, K., Maciak, M., Závorka, L., & Slavík, O. (2014). Parasite-induced alterations of host behaviour in a riverine fish: The effects of glochidia on host dispersal. *Freshwater Biology*, 59(7), 1452–1461.
- Hruška, J. (1991). Projekt "záchrana perlorodky říční v České republice" 1.část. (Základní charakteristika a příčiny ohrožení) a 2. část Biotop perlorodky říční. *Památky a Příroda*, 16, 545–548 a 609–612.
- Hruška, J. (1992). Perlorodka říční v jižních Čechách: posouzení vlivu teploty na reprodukci, růst a věkovou strukturu populace. *Archiv Für Hydrobiologie*, 126(2), 181–191.
- Hruška, J., Benda, F., Dyk, V., Eliáš, M., Faina, R., Hlaváč, V., Kolář, L., Kutíčka, J., Meloun, J., Trpák, P., & Valenta, M. (1991). Záchrana a obnovení reprodukce perlorodky říční v ČR – zpráva za období 1989–1990. SÚPPOP Praha. 16 pp., 2 přílohy. *Nepublikováno*.
- Ingram, B. A. (1999). *Towards best practice in land-based salmonid farming: Options for treatment, re-use and disposal of effluent*. Marine and Freshwater Resources Institute.
- Ishibashi, R., Ookubo, K., Aoki, M., Utaki, M., Komaru, A., & Kawamura, K. (2003). Androgenetic reproduction in a freshwater diploid clam *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae). *Zoological Science*, 20(6), 727–732.
- Jacobson, P. J., Farris, J. L., Cherry, D. S., & Neves, R. J. (1993). Juvenile freshwater mussel (Bivalvia: Unionidae) responses to acute toxicity testing with copper. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 12, 879–883.
- Jorge, M. B., Loro, V. L., Bianchini, A., Wood, C. M., & Gillis, P. L. (2013). Mortality, bioaccumulation and physiological responses in juvenile freshwater mussels (*Lampsilis siliquoidea*) chronically exposed to copper. *Aquatic Toxicology*, 126, 137–147.
- Jørgensen, C. B. (1990). *Bivalve filter feeding: hydrodynamics, bioenergetics, physiology and ecology*. Olsen & Olsen.

- Kat, P. W. (1984). Parasitism and the Unionacea (Bivalvia). *Biological Reviews*, 59, 189–207.
- Keller, A. E., & Zam, S. G. (1991). The acute toxicity of selected metals to the freshwater mussel, *Anodonta imbecilis*. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 10, 539–546.
- Korniushin, A. v., & Glaubrecht, M. (2002). Phylogenetic analysis based on the morphology of viviparous freshwater clams of the family Sphaeriidae (Mollusca, Bivalvia, Veneroida). *Zoologica Scripta*, 31(5), 415–459.
- Lavictoire, L., Moorkens, E., Ramsey, A. D., Sinclair, W., & Sweeting, R. A. (2016). Effects of substrate size and cleaning regime on growth and survival of captive-bred juvenile freshwater pearl mussels, *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758). *Hydrobiologia*, 766(1), 89–102.
- Lewis, J. B., & Riebel, P. N. (1984). The effect of substrate on burrowing in freshwater mussels (Unionidae). *Canadian Journal of Zoology*, 62, 2023–2025.
- Lundquist, C. J., Pilditch, C. A., & Cummings, V. J. (2004). Behaviour controls post-settlement dispersal by the juvenile bivalves *Austrovenus stutchburyi* and *Macomona liliana*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 306(1), 51–74.
- Mansilla-Rivera, I., & Nriagu, J. O. (1999). Copper chemistry in freshwater ecosystems: An overview. *Journal of Great Lakes Research*, 25(4), 599–610.
- Minchin, D., & Boelens, R. (2018). Natural dispersal of the introduced asian clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Cyrenidae) within two temperate lakes. *BioInvasions Records*, 7(3), 259–268.
- Mouëza, M., Gros, O., & Frenkiel, L. (2006). Embryonic development and shell differentiation in *Chione cancellata* (Bivalvia, Veneridae): An ultrastructural analysis. *Invertebrate Biology*, 125(1), 21–33.
- Naimo, T. J. (1995). A review of the effects of heavy metals on freshwater mussels. *Ecotoxicology*, 4(6), 341–362.
- Nelson, D. A., Miller, J. E., & Catabrese, A. (1988). Effect of Heavy Metals on Bay Scallops, Surf Clams, and Blue Mussels in Acute and Long-term Exposures. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 17, 595–600.
- Newton, T. J., Allran, J. W., O'donnell, J. A., Bartsch, M. R., & Richardson, W. B. (2003). Effects of ammonia on juvenile unionid mussels (*Lampsilis cardium*) in laboratory sediment toxicity tests. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 22(11), 2554–2560.
- Nielsen, M. v. (1988). The effect of temperature on the shell-length growth of juvenile *Mytilus edulis* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 123, 227–234.
- O'Connor, W. A., & Lawler, N. F. (2004). Salinity and temperature tolerance of embryos and juveniles of the pearl oyster, *Pinctada imbricata* Röding. *Aquaculture*, 229(1), 493–506.
- Pandolfo, T. J., Cope, W. G., Arellano, C., Bringolf, R. B., Barnhart, M. C., & Hammer, E. (2010). Upper thermal tolerances of early life stages of freshwater mussels. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(3), 959–969.

- Parodiz, J. J., & Bonetto, A. A. (1963). Taxonomy and zoogeographic relationships of the South American naiades (Pelecypoda: Unionacea and Mutelacea). *Malacologia*, 1, 179–214.
- Pereira, A. M., Range, P., Campoy, A., Oliveira, A. P., Joaquim, S., Matias, D., Chícharo, L., & Gaspar, M. B. (2016). Larval hatching and development of the wedge shell (*Donax trunculus* L.) under increased CO₂ in southern Portugal. *Regional Environmental Change*, 16(3), 855–864.
- Phillips, N. E. (2002). Effects of nutrition-mediated larval condition on juvenile performance in a marine mussel. *Ecology*, 83(9), 2562–2574.
- Phillips, N. E. (2004). Variable timing of larval food has consequences for early juvenile performance in a marine mussel. *Ecology*, 85(8), 2341–2346.
- Piechocki, A., & Dyduch-Falniowska, A. (1993). *Mięczaki (Mollusca), małże (Bivalvia)*. Państwowe Wydawn. Nauk.
- Pigneur, L. M., Hedtkke, S. M., Etoundi, E., & van Doninck, K. (2012). Androgenesis: A review through the study of the selfish shellfish *Corbicula* spp. *Heredity*, 108(6), 581–591.
- Rabaoui, L., Tlig-Zouari, S., Kalthoum, O., & Hassine, B. (2008). Distribution and habitat of the fan mussel *Pinna nobilis* Linnaeus, 1758 (Mollusca: Bivalvia) along the northern and eastern Tunisian coasts. *Cahiers de Biologie Marine*, 49, 67–78.
- Ringwood, A. H. (1990). The Relative Sensitivities of Different Life Stages of *Isognomon californicum* to Cadmium Toxicity. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 19, 338–340.
- Roberts, A. D., & Barnhart, M. C. (1999). Effects of Temperature, pH, and CO₂ on Transformation of the Glochidia of *Anodonta suborbiculata* on Fish Hosts and in Vitro. *Journal of the North American Benthological Society*, 18(4), 477–487.
- Sánchez-Bayo, F., van den Brink, P. J., & Mann, R. M. (2011). *Ecological Impacts of Toxic Chemicals - Impacts of pesticides on freshwater ecosystems*. Bentham Science Publishers.
- Schartum, E., Mortensen, S., Pittman, K., & Jakobsen, P. J. (2017). From pedal to filter feeding: Ctenidial organogenesis and implications for feeding in the postlarval freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758). *Journal of Molluscan Studies*, 83(1), 36–42.
- Scheltema, R. S. (1986). Long-distance dispersal by planktonic larvae of shoal-water benthic invertebrates among central Pacific islands. *Bulletin of Marine Science*, 39(2), 241–256.
- Southgate, P. C., & Lucas, J. S. (2008). *The Pearl Oyster* (P. C. Southgate & J. S. Lucas, Eds.; 1st ed.). Elsevier Science.
- Stewart, R. H. (2008). *Introduction To Physical Oceanography* (T. A. University, Ed.). Prentice Hall.
- Strayer, D. L. (2006). Challenges for freshwater invertebrate conservation. *Journal of the North American Benthological Society*, 25(2), 271–287.
- Strayer, D. L., & Dudgeon, D. (2010). Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(1), 344–358.

- Syukri bin Othman, A., S Goh, G. H., & Todd, P. A. (2010). The distribution and status of giant clams (family Tridacnidae) - a short review. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 58(1), 103–111.
- Talmage, S. C., & Gobler, C. J. (2011). Effects of elevated temperature and carbon dioxide on the growth and survival of larvae and juveniles of three species of northwest Atlantic bivalves. *PLoS ONE*, 6(10), 1–12.
- Tamburri, M. N., Luckenbach, M. W., Brietburg, D. L., & Bonniwell, S. M. (2008). Settlement of *Crassostrea ariakensis* larvae: effects of substrate, biofilms, sediment and adult chemical cues. *Journal of Shellfish Research*, 27(3), 601–608.
- Thorson, G. (1966). Some factors influencing the recruitment and establishment of marine benthic communities. *Netherlands Journal of Sea Research*, 3(2), 267–293.
- Trueman, E. R. (1968). The burrowing activities of bivalves. *Symposia of the Zoological Society of London*, 22, 167–186.
- Tuente, U., Piepenburg, D., & Spindler, M. (2002). Occurrence and settlement of the common shipworm *Teredo navalis* (Bivalvia: Teredinidae) in Bremerhaven harbours, northern Germany. *Helgoland Marine Research*, 56(2), 87–94.
- Voronezhskaya, E. E., & Khabarova, M. Yu. (2003). Function of the apical sensory organ in the development of invertebrates. *Doklady Biological Sciences*, 390(2), 272–275.
- Wächtler, K., Dreher-Mansur, M. C., & Richter, T. (2001). Larval Types and Early Postlarval Biology in Naiads (Unionoida). In *Ecology and Evolution of the Freshwater Mussels Unionoida* (Vol. 145, pp. 93–125).
- Waller, T. R. (1981). Functional morphology and development of veliger larvae of the European oyster, *Ostrea edulis* Linné. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 328.
- Wang, N., Ingersoll, C. G., Greer, I. E., Hardesty, D. K., Ivey, C. D., Kunz, J. L., Brumbaugh, W. G., Dwyer, F. J., Roberts, A. D., Augspurger, T., Kane, C. M., Neves, R. J., & Barnhart, M. C. (2007). Chronic toxicity of copper and ammonia to juvenile freshwater mussels (Unionidae). *Environmental Toxicology and Chemistry*, 26(10), 2048–2056.
- Wang, N., Ingersoll, C. G., Ivey, C. D., Hardesty, D. K., May, T. W., Augspurger, T., Roberts, A. D., van Genderen, E., & Barnhart, M. C. (2010). Sensitivity of early life stages of freshwater mussels (Unionidae) to acute and chronic toxicity of lead, cadmium, and zinc in water. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 29(9), 2053–2063.
- Wood, E. M. (1974). Development and morphology of the glochidium larva of *Anodonta cygnea* (Mollusca : Bivalvia). *Journal of Zoology*, 173, 1–13.
- Woodburn, A. T. (2000). Glyphosate: Production, Pricing and Use Worldwide. *Pest Management Science*, 56, 309–312.
- Wright, D. A., & Welbourn, P. M. (1994). Cadmium in the aquatic environment: a review of ecological, physiological, and toxicological effects on biota. *Environmental Reviews*, 2, 187–214.

Yeager, M. M., Cherry, D. S., & Neves, R. J. (1994). Feeding and Burrowing Behaviors of Juvenile Rainbow Mussels, *Villosa iris* (Bivalvia: Unionidae). *Journal of the North American Benthological Society*, 13(2), 217–222.

6.2. Sekundární citace

Trueman, E. R. (1968). The burrowing activities of bivalves. *Symposia of the Zoological Society of London*, 22, 167–186. – citováno z (Lewis & Riebel, 1984)

6.3. Internetové zdroje

<https://www.climate.gov/news-features/understanding-climate/climate-change-atmospheric-carbon-dioxide>

<https://oceanacidification.noaa.gov/OurChangingOcean.aspx>